

2. Kuusinen M. *Bryoria nadvornikiana* in Finland // Graphis Scripta. 1991. № 4. P. 78–80.
3. Nitare J. (ed.). Signalarter. Indikatorer på skyddsvärd skog. Flora över kryptogamer. Skogsstyrelsen förlag, 2000. 384 p.

V. N. Tarasova, A. A. Fenko

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk
e-mail: vika18@sampo.ru

ECOLOGY OF THE PROTECTED LICHEN *BRYORIA NADVORNIKIANA* (GYELN.) BRODO & D. HAWKSW. IN FOREST ECOSYSTEMS OF PETROZAVODSK CITY (KARELIA REPUBLIC)

Summary. The work on studying of a condition of population of the protected lichen *Bryoria nadvornikiana* in spruce and aspen plant communities of Petrozavodsk was accomplished by a route method and a method of sample plots. Characteristics of plant communities, parameters of trees and microenvironment were recorded in habitats of the species. Length, width and height of attachment above the ground were also recorded for each thallus. Data on 555 thalli growing on 195 trees were analysed. It was established that in the conditions of Petrozavodsk *Bryoria nadvornikiana* is a wide-

spread lichen. Most findings were made in spruce forest with *Vaccinium myrtillus* (46 %). The maximum number of thalli (43 %) was found on young spruce trees of age 40–54 years, 4–6 m high, with a diameter of trunk (at the height of 130 cm) 6–10 cm. The most favorable conditions for this species are formed in a lower part of crown at the height of 90–120 cm from the ground. Condition of populations of *Bryoria nadvornikiana* in natural plant communities of the Petrozavodsk city can be assessed as normal.

Ю. С. Токарев, В. В. Долгих,
И. В. Сендерский, И. В. Исси

Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений
г. Санкт-Петербург, Россия
e-mail: jutacro@yahoo.com

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МИКРОСПОРИДИЯХ (OPISTHOSPORIDIA: MICROSPORIDIA) КАК О ТИПЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПРОТИСТОВ*

Микроспоридии – облигатные внутриклеточные паразиты животных, интерес к которым в последнее время все более возрастает. Это уникальный тип протистов [3], родственных грибам [8]. Вместе с Aphelidea и Cryptomycota, внутриклеточными паразитами различных эукариот (Fungi и Stramenopiles), они образуют монофилетическую группировку, занимающую сестринское положение по отношению к грибам. В настоящее время эти три типа (Aphelidea, Cryptomycota и Microsporidia) выделены в самостоятельный надтип Opisthokonta за пределами царства Fungi [13]. Отсутствие

митохондрий (точнее, их редукция до митосом) длительное время считалось универсальным признаком для микроспоридий, однако недавно был обнаружен новый вид *Mitosporidium daphniae*, обладающий основными признаками, характерными для микроспоридий, и при этом сохранивший функционально и морфологически выраженные митохондрии [12].

Микроспоридии паразитируют в многоклеточных билатеральных животных всех крупных таксонов (ранга класса и выше), включая человека, а также в некоторых протистах (грегари-нах, инфузориях), при этом наибольшее число

© Токарев Ю. С., Долгих В. В., Сендерский И. В., Исси И. В., 2015

видов описано в членистоногих. Многие виды микроспоридий, заражающие массово размножающихся насекомых, высоко патогенны и вызывают заболевания, микроспориозы, существенно влияющие на животных-хозяев на клеточном, организменном и популяционном уровнях, что определяет их положительное или отрицательное практическое значение. Большой теоретический интерес к ним обоснован тем, что микроспоридии характеризуются предельно допустимой для эукариот минимизацией клетки и генома и максимальным возложением многих основных функций на клетку хозяина [15, 11], что и представляет основу их патогенного воздействия на хозяина. Способ проникновения паразита в клетку и характер эксплуатации ее обменных процессов уникальны для внутриклеточных паразитов [2, 9], а проявления патогенных свойств микроспоридий на клеточном, организменном и популяционном уровнях максимально разнообразны в различных паразитарных системах. В зависимости от уровня численности популяции своего хозяина и условий окружающей среды, проявление заболеваний, вызываемых микроспоридиями, варьирует от минимального влияния на хозяев до опустошительных эпизоотий, подавляющих массовое размножение вредных насекомых или уничтожающих культуру искусственно разводимых насекомых. Поэтому многие виды микроспоридий относятся к важным природным факторам регуляции численности, а также к потенциальным продуцентам микробиологических препаратов для борьбы с насекомыми – вредителями сельского и лесного хозяйства [4, 18] или с кровососущими переносчиками возбудителей заболеваний теплокровных животных [5]. Некоторые виды микроспоридий, паразитирующие в членистоногих, имеют ветеринарное и медицинское значение, так как способны заражать позвоночных [16], включая человека [15].

Представления о методах систематизации видового разнообразия микроспоридий в последнее время претерпели существенные изменения после обнаружения несоответствия традиционного таксономического деления и данных о филогенетических отношениях этих паразитов, полученных молекулярно-генетическими методами [21]. В результате, с одной

стороны, классические системы, построенные на фенетических признаках, признаны устаревшими, а критерии для новой систематики микроспоридий, учитывающей молекулярно-филогенетические данные и биологические особенности паразитов, не разработаны. Отсутствие единой универсальной системы затрудняет дальнейшие исследования в области диагностики, идентификации и анализа биологических свойств микроспоридий. Разработка такой системы – одна из приоритетных задач нашей исследовательской группы (см. ниже).

Паразито-хозяйинные отношения микроспоридий и животных сложны и разнообразны. В научных работах обычно фиксируются патологические последствия заражения животных-хозяев микроспоридиями [6]. В то же время описаны случаи, когда отрицательные эффекты, очевидные на организменном уровне, нивелируются на популяционном [22], как это характерно для многих паразитов.

Отношения микроспоридий с зараженной клеткой животных хозяев уникальны. Они не только потребляют энергетические субстраты клетки хозяина путем импорта в свою клетку молекул АТФ, но и управляют физиологическими процессами зараженной клетки путем экспорта целого набора секретируемых белков, относящихся к различным функциональным категориям [9, 17].

Особенности паразито-хозяйинных отношений на организменном уровне детально изучены на нескольких системах микроспоридии – членистоногие, однако роль одного из ключевых факторов, определяющих характер их взаимодействий, а именно иммунитета хозяев, остается практически не исследованной. Вторгаясь в организм хозяина, микроспоридии должны преодолеть его защитные барьеры для успешного заражения клеток и дальнейшего развития. Очевидно, что внутриклеточная локализация позволяет избежать паразитам непосредственного контакта с клетками гемолимфы, осуществляющими иммунологический надзор за состоянием внутренней среды организма [7], однако о том, что происходит с иммуногенетической системой на начальном этапе заражения, когда паразит только проникает в организм хозяина, практически ничего не известно [10]. С другой стороны, показано,

что при массовом спорогенезе в организме зараженных насекомых происходит подавление активности систем неспецифического иммунитета [1, 20], что предположительно служит одним из ключевых факторов резкого повышения восприимчивости к заражению другими патогенами [19].

Изучение жизненных циклов, морфологии, ультраструктуры и основных свойств, определяющих адаптации микроспоридий к паразитизму в своих хозяевах в сочетании с современными методами молекулярно-биологического анализа, необходимо для определения вида и его положения в филогенетической системе,

для понимания путей эволюции микроспоридий и экологических связей между различными филогенетическими группировками этих паразитов, для дальнейшего усовершенствования современных подходов к диагностике, идентификации и таксономии паразитов, а также для оценки эффективности и опасности заражения для человека микроспоридиями, перспективными в защите растений. В России систематические исследования этих вопросов проводит группа по изучению микроспоридий под руководством проф. И. В. Исси на базе Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений.

Список литературы

1. Воронцова Я. Л., Токарев Ю. С., Соколова Ю. Я., Глупов В. В. Микроспоридиоз пчелиной огнёвки *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae), вызываемый *Vairimorpha ephestiae* (Microsporidia: Burenellidae) // Паразитология. 2004. Т. 38. Вып. 3. С. 239–250.
2. Долгих В. В., Сендерский И. В., Павлова О. А., Безнусенко Г. В. Анализ экспрессии генов везикулярного транспорта в авезикулярных клетках микроспоридии *Paranosema (Antonospora) locustae* // Цитология. 2010. Т. 52. № 1. С. 5–11.
3. Исси И. В., Воронин В. Н. Тип Microsporidia Микроспоридии // Руководство по зоологии. Протисты. Санкт-Петербург: Наука, 2007. Ч. 2. С. 994–1045.
4. Токарев Ю. С., Малыш Ю. М., Дубинина Е. В., Алексеев А. Н., Фролов А. Н., Исси И. В. Значение микроспоридий для микробиологического контроля численности вредных членистоногих // Защита и карантин растений. 2007. № 12. С. 14–16.
5. Andreadis T. G. Microsporidian parasites of mosquitoes // J. of the American Mosquito Control Association. 2007. V. 23. P. 3–29.
6. Becnel J. J., Andreadis T. G. Microsporidia in insects // The microsporidia and microsporidiosis. D.C. Washington. 1999. P. 447–501.
7. Beverley S. M. Hijacking the cell: parasites in the driver's seat // Cell. 1996. V. 87. P. 787–789.
8. Capella-Gutiérrez S., Marcet-Houben M., Gabaldón T. Phylogenomics supports microsporidia as the earliest diverging clade of sequenced fungi // BMC Biol. 2012. V. 10. P. 47.
9. Cuomo C. A., Desjardins C. A., Bakowski M. A., Goldberg J., Ma A. T., Becnel J. J., Didier E. S., Fan L., Heiman D. I., Levin J. Z., Young S., Zeng Q., Troemel E. R. Microsporidian genome analysis reveals evolutionary strategies for obligate intracellular growth // Genome Res. 2012. V. 22(12). P. 2478–2488.
10. David F., Weiser J. Role of hemocytes in the propagation of a microsporidian infection in larvae of *Galleria mellonella* // J. Invertebr. Pathol. 1994. V. 63. P. 212–213.
11. Dolgikh V. V., Senderskiy I. V., Pavlova O. A., Naumov A. M., Beznoussenko G. V. Immunolocalization of an alternative respiratory chain in *Antonospora (Paranosema) locustae* spores: mitochondria retain their role in microsporidial energy metabolism // Eukaryot. Cell. 2011. V. 10. P. 588–593.
12. Haag K. L., James T. Y., Pombert J. F., Larsson R., Schaer T. M., Refardt D., Ebert D. Evolution of a morphological novelty occurred before genome compaction in a lineage of extreme parasites // Proc Natl Acad Sci U S A. 2014. V. 111 (43). P. 15480–15485.
13. Karpov S. A., Mamkaeva M. A., Aleoshin V. V., Nassonova E., Lilje O., Gleason F. H. Morphology, phylogeny, and ecology of the aphelids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia // Front Microbiol. 2014. V. 5. P. 112.
14. Keeling P. J., Fast N. M. Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites // Annu. Rev. Microbiol. 2002. V. 56. P. 93–116.

15. Meissner E. G., Bennett J. E., Qvarnstrom Y., da Silva A., Chu E. Y., Tsokos M., Gea-Banacloche J. Disseminated microsporidiosis in an immunosuppressed patient // *Emerg. Infect. Dis.* 2012. V. 18 (7). P. 1155–1158.
16. Nylund S., Nylund A., Watanabe K., Arnesen C. E., Karlsbakk E. *Paranucleospora theridion* n. gen., n. sp. (Microsporidia, Enterocytozoonidae) with a Life Cycle in the Salmon Louse (*Lepeophtheirus salmonis*, Copepoda) and Atlantic Salmon (*Salmo salar*) // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2010. V. 57 (2). P. 95–114.
17. Senderskiy I. V., Timofeev S. A., Seliverstova E. V., Pavlova O. A., Dolgikh V. V. 2014. Secretion of *Antonospora* (*Paranosema*) locustae proteins into infected cells suggests an active role of microsporidia in the control of host programs and metabolic processes. *PLoS One*. Apr 4;9(4):e93585. doi: 10.1371/journal.pone.0093585.
18. Solter L. F., Hajek A. E. Control of gypsy moth, *Lymantria dispar*, in North America since 1878. Use of microbes for control and eradication of invasive arthropods. New York: Springer, 2009.
19. Tokarev Y. S., Levchenko M. V., Naumov A. M., Senderskiy I. V., Lednev G. R. Interactions of two insect pathogens, *Paranosema locustae* (Protista: Microsporidia) and *Metarhizium acridum* (Fungi: Hypocreales), during a mixed infection of *Locusta migratoria* (Insecta: Orthoptera) nymphs // *J. Invertebr. Pathol.* 2011. V. 106. P. 336–338.
20. Tokarev Y. S., Sokolova Y. Y. Cellular immune reactions of orthopteran insect host to microsporidia // *Folia Parasitol.* 2005. V. 52. P. 12–13A.
21. Vossbrink C. R., Debrunner-Vossbrinck B. A. Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations // *Folia Parasitologica.* 2005. V. 52. P. 131–142.
22. Weiser J. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten // *Monogr. Angew. Entomol.* 1961. V. 17. P. 1–149.

О. Г. Томилова, В. Ю. Крюков,
О. Н. Ярославцева, М. В. Тюрин,
И. М. Дубовский, Н. А. Крюкова, В. В. Глунов
Институт систематики и экологии животных СО РАН
г. Новосибирск, Россия
e-mail: toksina@mail.ru

РАЗВИТИЕ МИКОЗОВ И ИММУННЫЕ РЕАКЦИИ ЛИЧИНОК КОЛОРАДСКОГО ЖУКА НА ФОНЕ ИНТОКСИКАЦИИ АВЕРМЕКТИНАМИ

Микозы насекомых широко распространены в природе и играют важную роль в регуляции их численности. По этой причине именно энтомопатогенные грибы (р. *Beauveria* и *Metarhizium*) одними из первых стали использоваться в практике защиты растений. Однако грибные энтомопатогены характеризуются высокой зависимостью от условий среды (солнечная радиация, температура, влажность), растянутым инкубационным периодом болезни, нестабильной вирулентностью пропагул при длительном культивировании на питательных средах.

В настоящее время показана большая перспективность разработки комбинированных препаратов на основе смесей энтомопатогенных грибов с бактериями или вторичными метаболитами растений и грибов [1–3]. Использование комбинированных препаратов позволяет эффективно сдерживать численность

фитофагов, минимизировать потери урожая защищаемых культур.

В качестве активного компонента в смеси с энтомопатогенными грибами могут выступать синтезированные или природные авермектины [4–6]. Взаимодействие энтомопатогенных грибов с авермектинами обеспечивает стабильный энтомоцидный эффект и позволяет рассматривать данную композицию как одну из наиболее перспективных. Однако изменения защитных реакций насекомых при комплексном воздействии на них грибов и авермектинов не изучалось. Соответственно, вопросы о причинах возможного синергизма между грибами и авермектинами остаются открытыми.

Одним из важнейших объектов микробиологического контроля среди насекомых-фитофагов является колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). По уровню численности и вредоносности его относят к числу супердоми-